Linzer biol. Beitr.	27/1	119-149	16.8.1995

Die Bedeutung des Konkurrenzfaktors bei der Stabilisierung historischer Arealgrenzen

G. PILS

Abstract: Alpine botanical chorology in the last decads has been dominated by historical aspects. Therefore recent area restrictions without evident ecological reasons – unfortunately a very frequent case – mainly are ascribed to „genetic impoverishment" due to glacial area contractions (for more detailed critics see PILS 1988). As these historical theories suffer from a chronical lack of falsification possibilities, this paper attempts to combine the recent advances in population biology with well established chorological facts.

Relying e. g. on ENDLER (1977), the theoretical basis of our models is the assumption, that nowadays distribution boundaries are maintained by the combined effect of two opposite forces: Gene flow by means of diaspore transport tends to expand distribution areas, whereas competition with already established species counteracts this tendency. These assumptions allow the formulation of differential equations. By solving them repeatedly, the evolution of a set of demes („Zellen") can be simulated for thousands of years.

The basic model is based on the assumption of a positively frequency-correlated fitness function (PFCFF) for each of two competing species. In nature this should be realised in allogamous species the diaspore production of which is (sometimes drastically!) reduced when they are grown at very low population densities. Experimental proof for this assumption comes from extensive self-pollination experiments in the genus *Festuca* (*Poaceae*) by AUQUIER (1977). In its mathematical and also biological consequences our model corresponds to the „tension-zone" models of modern population genetics, which explain stable steps between subspecies by fitness reductions due to heterozygote disadvantage. The most interesting aspect of all these models based on PFCFFs is that the final position of the step between competing (sub-)species depends on the point of first contact, and not on environmental factors. Therefore, historical area constellations may be „frozen" and recent distribution areas sometimes outline Pleistocene refugia.

Wherever PFCFFs exist, isolated populations need a certain minimum area to be stable against invasion by gene flow (seed dispersal) from competing species. Extinction due to reduction of the minimum area below a certain threshold may be extremely slow at the beginning, but accelerates in an autocatalytic way in its final phases. Establishment of new mutants with some degree of reproductive isolation, e. g. polyploids, within existing populations with a PFCFF virtually should be impossible if one would not like to have recourse to additional hypotheses as e. g. a very effective vegetative propagation or an otherwise very superior fitness of the mutant. For explaining the high percentage of neopolyploids in the Alpine flora, the importance of founder effects during expansion periods is stressed. As shown by simulations, far-range dispersal of a mutant diaspore into still competition free areas (e. g. after ice retreat) rapidly leads to the forming of big populations by logistic growth. Given enough time, such founder populations afterwards should be numerous enough to be stable against invasion of the original diploid and themselves be able to conquer new areas after further ice retreat.

Key words: Chorology, population biology, evolution.— Computer simulation, tension zone, competition, relic species.

Einleitung

Die botanische Arealkunde im Alpenraum ist spätestens seit den eingehenden Untersuchungen MERXMÜLLERS (1952-54) ausgesprochen historisch orientiert. Ursache dafür ist die auffällige Bindung einer Reihe lokal verbreiteter Pflanzen- (und Kleintier-) Arten an eiszeitlich gering oder gar nicht vergletscherte Räume, ohne daß diese Arealbegrenzungen durch rezente ökologische Gradienten hinreichend zu erklären wären. Mit MERXMÜLLER[1] wird daher heute vielfach davon ausgegangen, daß es sich um „Relikte“ handelt, d. h. einst wesentlich weiter verbreitete Sippen, welche im Gefolge der eiszeitlichen Gletschervorstöße in weiten Teilen ihres einstigen Areals ausgelöscht wurden und nur in eiszeitlich wenig vergletscherten Refugialgebieten („massifs de refuge“) den Sprung in die Gegenwart geschafft hätten. Die bemerkenswerte Fixierung der vom Gletscher aufgezwungenen Arealgrenzen bis heute, d. h. etwa 15.000 Jahre nach dem Gletscherrückzug, wird dabei meist dadurch erklärt, daß sich manche dieser Sippen, an Biotypen verarmt, als nicht mehr genügend wanderungsfähig erwiesen, sodaß ihre glazial gestalteten Areale bis heute konserviert blieben.

Ein Hauptkritikpunkt gegen dieses historizistische Modell der Arealformung ist seine mangelnde Falsifizierbarkeit (PILS 1988, 1994). Einerseits besteht keine realistische Aussicht, die oft nur postulierte, im besten Fall aus aktuellen Arealbildern erschlossene, einstige weite Verbreitung der als „Relikte“ apostrophierten Sippen tatsächlich durch Fossilbelege nachzuweisen. Andererseits wurde bisher allenfalls in Ausnahmefällen die oft strapazierte Biotypenverarmung als Grundlage der aktuellen Ausbreitungsschwäche von Reliktarten tatsächlich durch konkrete Untersuchungen belegt (z. B. bei den extrem individuenarmen, voneinander weit isolierten und sich noch dazu hauptsächlich vegetativ vermehrenden alpischen Reliktpopulationen von *Saxifraga cernua* L., vgl. BAUERT 1994).

Als ein möglicher Ausweg aus dieser Sackgasse bietet sich die computergestützte Simulation populationsbiologischer Modelle an, wie sie etwa bereits vielfach und mit überzeugenden Ergebnissen zur Klärung analoger Probleme in der Populationsgenetik eingesetzt werden (z. B. ENDLER 1977). Ziel der vorliegenden Arbeit soll es daher sein, derartige Modelle auch zur Überbrückung des virulent gewordenen Gegensatzes zwischen historischer und aktualistischer Sicht der Arealbildung bei Gefäßpflanzen einzusetzen.

---

[1] MERXMÜLLER (1954: 132, Punkt 8 der abschließenden Zusammenfassung): „Rezente Arealbeschränkungen auf einzelne Erhaltungszentren (wie das Nordareal der Arten mit Süd-Nordost-Disjunktion) wie auch Disjunktionen innerhalb der Nordalpen (so die „Bayerische Lücke“) werden durch mangelhafte Rückwanderung und reduzierte Ausbreitungstendenz erklärt. Nur Arten mit überdurchschnittlichem Ausbreitungsvermögen nehmen heute wieder zusammenhängende Areale ein“.

Material und Methode

Die Simulationen wurden mit einem DOS-kompatiblen PC unter Zuhilfenahme des handelsüblichen Tabellenkalkulationsprogramms Excel 5.0 durchgeführt. Ein Arbeitsspeicher von mindestens 4 Mb erwies sich dabei von Vorteil.

Theoretische Grundlagen

Basis der vorliegenden Untersuchungen ist die Hypothese, daß es sich bei sämtlichen derzeit schlecht verstandenen und daher ins nicht falsifizierbare Feld der Vergangenheit abgeschobenen „reliktischen" Arealgrenzen letztlich um konkurrenzbedingte Phänomene handelt. Folgende Hinweise liegen dazu bereits vor:

1. Wie bereits in PILS (1988) an Hand konkreter Beispiele erläutert, fehlt eine ganze Reihe weitverbreiteter Alpenpflanzen gerade den Refugialräumen. Dementsprechend liegen bisher keinerlei konkrete Nachweise dafür vor, daß sich Refugialräume und vegletscherte Gebiete in ihren absoluten Artenzahlen pro Einheitsfläche signifikant voneinander unterscheiden[2]. Dies deutet auf einen allgemeinen und letztlich konkurrenzbedingten Vikariismus zwischen Refugial- und Nicht-Refugialarten hin. Der historizistische Ansatz eignet sich zur Erklärung dieses Phänomens nur schlecht: Nimmt man nämlich vor den eiszeitlichen Verwüstungswellen in allen Alpenteilen etwa gleiche Artenzahlen pro Einheitsfläche an, so wäre heute in den „eiszeitlich gereinigten" zentralen Alpenteilen eine spürbar artenärmere Flora zu erwarten als in den Refugialgebieten[3].
2. Auch die hauptsächlich von zoologischer Seite bereits durchgeführten mathematisch-experimentellen Analysen von Übergangszonen zwischen hybridisierenden (Unter-) Arten beruhen sämtliche auf dem Grundpostulat, daß ein Ausbleiben der in diesen Fällen auf Grund des Genflusses zu erwartenden Vermischung auch über lange Zeiträume nur durch gegengerichtete Selektionsvorgänge verhindert werden kann (vgl. zuletzt etwa HARRISON 1993). Das einzige Hindernis für die Arealausweitung einer Subspecies ist also auch hier die Präsenz einer konkurrierenden anderen Unterart.

---

[2] Derartige Untersuchungen wurden zumindest im Alpenraum noch nie systematisch durchgeführt. Zu beachten wäre dabei jedenfalls die oft sehr unterschiedliche Vertikalerstreckung der zu vergleichenden Gebirgsmassive. So dürfte etwa der oft gerühmte Artenreichtum des Alpensüdrandes weitestgehend auf eine Höhenstufenerweiterung nach unten zurückgehen, welche das Auftreten zahlreicher submediterraner Elemente ermöglicht.

[3] In der Praxis hilft man sich hier regelmäßig mit Nunatakkern, also über die Eismassen aufragenden Bergen, welche auch in stark vergletscherten Alpenteilen ein Überdauern artenreicher Gesellschaften bzw. „reliktischer" Arten ermöglicht hätten. In der Praxis ist aber selbst beim Vergleich mit den modernsten heute zur Verfügung stehenden Karten der eiszeitlichen Vergletscherung (etwa HUSEN 1987) eine Falsifizierung solcher hypothetischer „Lokalrefugien" (prinzipiell!) niemals möglich. Sogar bei einer völlig fehlenden Korrelation zwischen aktueller Pflanzenverbreitung und würmzeitlich unvergletschert gebliebenen potentiellen Nunatakkerstandorten läßt sich nämlich dennoch mit dem Postulat einer „Rückwanderung auf kurze (mittlere, weite) Distanz" jede beliebige Arealkonfiguration historisch erklären.

Nach der vermuteten Ursache dieser Selektionsprozesse lassen sich die bisher präsentierten Modelle in zwei Hauptgruppen unterteilen:

1. Selektions-Gradienten-Modell („geographical-selection-gradient model"): Entlang eines räumlichen („exogenen") Selektionsgradienten ändert sich die relative Fitness der Genotypen (Unterarten). Die Folge ist die Ausbildung einer räumlich begrenzten und zeitlich stabilen Übergangszone (Hybridzone, „step") zwischen den Genotypen. Dieser Ansatz wurde bereits von FISHER (1950) mathematisch formuliert und in der Folge insbesondere von SLATKIN (1973, 1975), MAY & al. (1975), sowie ENDLER (1977) mittels Computersimulationen eingehend ausgetestet. Obwohl dieses Modell das von vornherein einsichtigste ist, krankt doch seine praktische Umsetzung sehr häufig daran, daß insbesondere in den lokalklimatisch und auch edaphisch extrem kleinräumig strukturierten Hochgebirgen die Suche nach überregionalen Umweltgradienten, welche für großräumige Fitnessunterschiede verantwortlich gemacht werden könnten, oft ergebnislos bleibt.

2. „Tension zone model" sensu BARTON & HEWITT (1985), basierend auf negativ frequenzkorrelierter Selektion

a) Hybridunverträglichkeitsmodell (z. B. BARTON 1979a,b, BARTON & HEWITT 1989): Primäre Ursache für die Ausbildung enger und konstanter Übergangszonen ist in diesem Fall die („endogene") Selektion gegen intermediäre (= Hybrid-) Genotypen auf Grund deren reduzierter Fitness („heterozygote disadvantage").

b) Genfrequenz-Selektionsmodell („frequency-dependent selection", MALLET 1986, 1989, 1993): In diesem Fall richtet sich die Selektion aus „exogenen" Gründen gegen das jeweils seltenere von zwei konkurrierenden Allelen bzw. Genkombinationen. Bisher wurde dieser Fall nur bei südamerikanischen *Heliconius*-Arten (*Lepidoptera*) beschrieben. Hier liegen Rassenkreise von durch Müllersche Mimikry geschützten ungenießbaren Arten vor, bei denen seltene Varianten potentiellen Freßfeinden noch nicht bekannt sind. Sie werden daher – trotz ihrerer Ungenießbarkeit – häufiger attackiert als verbreitete Formen. Auf diese Art wird natürlich ebenfalls die Ausbreitung einer Rasse ins Areal einer anderen verhindert.

Obwohl sich in ihrer mathematischen Behandlung alle 3 Ansätze sehr ähnlich sind, bestehen in ihren arealkundlichen Konsequenzen grundlegende Unterschiede zwischen 1 und 2. Während bei den Selektions-Gradienten-Modellen letztlich die Umwelt die Lage der Arealgrenze zwischen einem vikariierenden Sippenpaar diktiert, und diese sich nach Störungen daher stets wieder auf ihrem alten Wert einpendelt (permanente Umweltveränderungen natürlich ausgeschlossen), ist dies bei „tension zones" nicht der Fall. Wird die aktuelle Arealgrenze verschoben, was etwa durch eiszeitliche Arealverwüstungen in großem Maßstab passiert sein muß, so pendelt sich nach dem Ausklingen der ursprünglichen Störung die neue Lage der Hybridzone am ersten Kontakt nach erfolgter Rückwanderung ein.

Insgesamt befassen sich alle bisher erwähnten Modelle mit reproduktiv noch nicht isolierten und daher meist als Subspecies eingestuften Sippen. Kaum Ziel konkreter

Untersuchungen waren dagegen bisher Arealgrenzphänomene zwischen (oft heftig!) konkurrierenden, aber reproduktiv isolierten Arten. Dabei liegen auch hier durchaus konkrete Hinweise für die entscheidende Bedeutung der Konkurrenz bei der Stabilisierung von Arealgrenzen vor.

Als ein exemplarisches Beispiel aus den eigenen Untersuchungen seien etwa die beiden Violettschwingelsippen *Festuca picturata* PILS und *Festuca puccinellii* PARL. erwähnt, deren Verbreitungsgebiete sich – abgesehen von einer auffällig schmalen Überlappungszone im Bereich der Zillertaler Alpen – komplementär verhalten (PILS 1980). Beide Arten haben nach dem bisherigen Kentnisstand weitgehend identische Ökotopansprüche und kommen innerhalb ihrer Areale häufig, ja oft sogar bestandbildend vor (*Trifolio-Festucetum violaceae* BR.-BL. 26 und verwandte Gesellschaften). Typische Standorte sind tiefergründige Hangmulden in der (sub-) alpinen Stufe über neutralen bis sauren Böden („Urwiesen"). Hybriden zwischen den beiden auf verschiedener Ploidiestufe stehenden Sippen (Pseudovikarianten sensu FAVARGER 1962) sind bisher nicht bekannt geworden (vgl. auch KIEM 1987). Auch die bisherigen morphologischen Befunde sprechen gegen eine besonders enge Verwandtschaft[4].

Bereits in früheren Arbeiten äußerten wir die Vermutung, daß die Ursache für die derzeitige Arealgrenzlinie in einer konkurrenzbedingten Blockade als Resultat einer gegensinnigen Rückwanderung nach dem Ende der letzten Eiszeit zu suchen sei (PILS 1980, 1988). Ähnliches gilt für eine Reihe vikariierender (Unter-)Arten aus dem Tierreich bereits als hinreichend belegt, wobei intensive populationsbiologische Untersuchungen bereits eine Fülle hochinteressanter Zusammenhänge ans Licht gebracht haben. Zu den bekanntesten dieser auch Österreich tangierenden Sippenpaare gehören Raben- und Nebelkrähe (*Corvus corone corone* L. – *C. c. cornix* L., z. B. AUBRECHT 1979) sowie Rot- und Gelbbauchunke (*Bombina bombina* L. – *B. variegata* L., z. B. SZYMURA 1993). Nachfolgend soll versucht werden, ein „tension-zone model" auch für einen derartigen, letztlich zu geographischer Vikarianz führenden Konkurrenzausschluß zwischen allogamen, nicht hybridisierenden Pflanzenarten zu erarbeiten.

Allogamie als Grundlage positiv frequenzkorrelierter Fitness bei Blütenpflanzen

Viele Pflanzenarten, und zwar insbesondere solche längerfristig stabiler (nichtruderaler) Standorte, haben markante Selbstbestäubungshemmnisse entwickelt. Im Rahmen unserer eigenen biosystematischen Untersuchungen an der Gräsergattung *Festuca* L. konnten wir reduzierten Samenansatz an isolierten Kulturexemplaren wie-

---

[4] Die Ursprünge der hexaploiden *Festuca puccinellii* sind aller Wahrscheinlichkeit nach bei der bisher ausschließlich als diploid bekannten *Festuca violacea* SCHLEICHER ex GAUDIN der Westalpen zu suchen, während die diploide E-alpisch-karpatische *Festuca picturata* große Affinitäten zur ebenfalls diploiden, aber streng calcicolen SE-alpisch-südkarpatischen *Festuca nitida* KIT. ex SCHULTES aufweist.

derholt feststellen. Ausführlich statistisch belegt wurde dieses Phänomen bei *Festuca* aber schon von AUQUIER (1977, Tab. 1).

Wie aus beigefügter Tabelle hervorgeht, sind zumindest bei fast allen daraufhin bisher eingehender untersuchten *Festuca*-Arten isolierte und damit zur Autogamie gezwungene Einzelpflanzen in ihrer Fruchtbarkeit und damit ihrer relativen Fitness im Vergleich zu Pflanzen im Bestand extrem eingeschränkt. Dies geht soweit, daß schon AUQUIER (1977) anmerkte: „Anemophile Populationen brauchen tatsächlich eine gewisse Pollenmenge, um überleben zu können. Mit einigen Tests haben wir im Experimentalgarten beobachten können, daß eine Entfernung von einigen Metern schon die Kreuzbefruchtung bei den Festucen verhinderte".

Nur bei den beiden untersuchten Waldarten *Festuca gigantea* und *Festuca altissima* tritt dieses Phänomen praktisch nicht auf; wie bereits von AUQUIER vermutet wohl deshalb, weil beide Arten auf Grund der durchschnittlich geringeren Windstärken an ihrem Naturstandort schon von Natur aus stärker auf Autogamie angewiesen sein dürften.

Art	Fremdbestäubung verhindert (Prozent entwickelter Karyopsen; Mittelw. und Stabw.)	Fremdbestäubung zugelassen (Prozent entwickelter Karyopsen; Mittelw. und Stabw.)	maximaler relativer Fitnessunterschied $d = 1-(W_{min} / ((W_{min}+W_{max})/2))$ (Mittelw. und Stabw.)
Festuca ovina L.	0,68 (1,22)	26,87 (13,62)	**0,96 (0,07)**
Festuca filiformis POURRET	4,16 (5,54)	34,99 (13,47)	**0,77 (0,28)**
Festuca pallens HOST	0,62 (0,70)	42,69 (17,94)	**0,97 (0,03)**
Festuca stricta HOST. ssp. *trachyphylla* (HACK.) PATZKE	6,01 (6,64)	43,94 (18,75)	**0,78 (0,21)**
Festuca nigrescens LAM.	3,11 (4,44)	42,63 (21,14)	**0,88 (0,15)**
Festuca pratensis HUDS.	3,55 (2,51)	53,01 (18,44)	**0,88 (0,05)**
Festuca arundinacea SCHREB. ssp. *arundinacea*	2,85 (1,62)	36,82 (10,46)	**0,86 (0,08)**
Festuca heterophylla LAM.	0,90 (1,56)	28,33 (5,39)	**0,95 (0,09)**
Festuca gigantea (L.) VILL.	83,00 (0,71)	89,20 (3,68)	**0,04 (0,02)**
Festuca altissima ALL.	86,8 (eine Population)	88,8	**0,01**

Tab 1: Berechnung relativer Fitnessunterschiede (*d*) aus den von AUQUIER (1977) ermittelten Karyopsenerträgen isolierter bzw. fremdbestäubter Individuen verschiedener *Festuca*-Arten. Nach (3) liegen die Werte von d im Bereich $0<d<1$. Ein d-Wert von 1 ergibt sich, wenn eine zur Autogamie gezwungene Einzelpflanze keinerlei Karyopsen erzeugt (entsprechend einer Fitness von 0).

Umgesetzt in die Modelle der Populationsdynamik, ergibt sich aus obigem Zusammenhang zwingend, daß von zwei nischengleichen und dadurch maximal konkurrierende Sippen jeweils die seltenere auf Grund der geringeren Fremdbestäubungswahrscheinlichkeit in ihrer Fitness im Vergleich zum häufigeren Konkurrenten zusehends ins Hintertreffen gerät, und zwar umso mehr, je seltener sie bereits geworden ist. Die Situation entspricht damit prinzipiell der einer populationsgenetischen „tension zone" sensu BARTON & HEWITT (1985). Damit muß die für unsere Überlegungen wichtigste Folge eines derartigen autokatalytischen Prozesses jedenfalls sein, daß sich zwei in sekundären Kontakt geratene Sippen (etwa nach postglazialen Expansionen) nicht vermischen, sondern im Gegenteil unter der Bildung von vergleichsweise scharfen Übergangszonen arealmäßig weitgehend getrennt koexistieren sollten.

Allgemeine Grundhypothese

Gelangen zumindest teilweise selbststerile, nischengleiche (= total konkurrierende) Pflanzenarten z. B. durch postglaziale Rückwanderung in sekundären Kontakt, beginnen zwei gegenläufige Kräfte zu wirken: Einerseits tendiert kontinuierlicher Samentransport (= Genfluß) dazu, beide Nachbarn ineinander wandern zu lassen. Andererseits eliminiert die negativ frequenzkorrelierte Selektion ständig selektiv Individuen der jeweils selteneren Art und wirkt damit der Vermischung entgegen. Letztlich wird sich an der Arealgrenze ein pseudostationärer Gleichgewichtszustand einstellen, d. h. eine mehr oder weniger enge Mischzone, in der die entmischende Kraft der Selektion und die diffusionsartig mischende Gegenkraft des Genflusses einander aufheben. Diese Bewegung zum Gleichgewicht hin läßt sich folgendermaßen mathematisch formulieren:

Modellannahmen für die Computersimulation

- Zwei reproduktiv völlig isolierte Arten A und B befinden sich in (sekundärem) scharfem Kontakt.
- Innerhalb des Gesamtareals beider Arten treten keine umweltbedingten Fitnessunterschiede zwischen beiden Gegenspielern auf (entsprechend den bei nicht reproduktiv isolierten Sippen angewandten „tension-zone models").
- Die Gesamtpopulation setzt sich aus linear gleichmäßig angeordneten, gleichstarken Teilpopulationen (Zellen, „demes") zusammen, zwischen denen ein wechselseitiger Genfluß durch Samentransport besteht (= „linear stepping-stone model").
- $[A]$, $[B]$ = Frequenz (Prozentanteile) von A, B in der gleich 100 gesetzten Zelle
- Innerhalb dieser Zellen stehen A und B in totaler Konkurrenz:

$$[B] = 100 - [A] \qquad (1)$$

Fitnessfunktionen (Abb. 1):

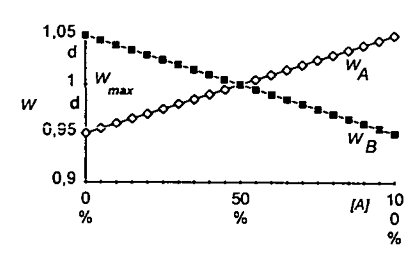


Abb. 1: Fitness von A und B (W_A und W_B) bei Annahme eines linearen, positiv frequenzkorrelierten Zusammenhanges.

Fitness von A:	$W_A = (1\text{-}d) + (d/50*[A])$	(2a)
Fitness von B:	$W_B = (1\text{-}d) + (d/50*[B])$	(2b)
oder nach (1)	$W_B = (1\text{-}d) + (d/50*(100\text{-}[A]))$	(2c)

d = maximaler relativer Fitnessunterschied zwischen beiden Sippen: $0<d<1$

In der Praxis berechnet sich d folgendermaßen aus experimentell gewonnen Fitness-messungen (z. B. dem Samenansatz selbst- bzw. fremdbestäubter Individuen):

$$d = 1\text{-}(W_{min} / ((W_{min+} W_{max})/2)) \quad (3)$$

W_{min} = Minimalfitness, W_{max} = Maximalfitness

Für praktische Untersuchungen wären aber jedenfalls die durch Selbstbestäubung entstandenen Diasporen zusätzlich noch in Hinblick auf eine etwaige verminderte Keimfähigkeit oder gesenkte Vitalität der daraus entstandenen Individuen zu untersuchen. Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang auch die Beobachtungen CONNORS (1957) an *Festuca novae-zelandiae* (HACKEL) COCKAYNE, wonach durch Selbstbestäubung entstandene Individuen untereinander gekreuzt keine Nachkommenschaft mehr ergeben, mit anderen Kreuzungspartnern aber sehr wohl. Erste diesbezügliche Versuche von AUQUIER (1977) mit *Festuca filiformis* POURRET, *F. lemanii* BAST. (= *F. bastardii* KERGUÈLEN & PLONKA) und *F. stricta* HOST ssp. *trachyphylla* (HACK.) PATZKE (= *F. brevipila* TRACEY) bestätigten die Angaben CONNORS.

Ableitung der Simulationsformeln

Ohne Berücksichtigung des Samenaustausches mit den Nachbarzellen errechnen sich die relativen Frequenzanteile von A und B im Jahr n+1 folgendermaßen:

$$[A_{n+1}] = W_{An}*[A_n] \quad (4a)$$

$$[B_{n+1}] = W_{Bn}*[B_n] \quad (4b)$$

W_{An} = Fitness von A im Jahr n; W_{Bn} = Fitness von B im Jahr n

Im Grundmodell beschränkt sich der Genfluß mit der Umgebung auf rechte und linke Nachbarzelle.

$$[A_{n+1}] = (1-2g)*[A_n]*W_{[A_n]}+g*[A_n]_r*W_{[A_n]r}+g*[A_n]_l*W_{[A_n]l} \quad (5a)$$
$$[B_{n+1}] = (1-2g)*[B_n]*W_{[B_n]}+g*[B_n]_r*W_{[B_n]r}+g*[B_n]_l*W_{[B_n]l} \quad (5b)$$

g = Genflußfaktor (Anteil der Neupopulation, welcher durch Samenanflug aus der betreffenden Nachbarpopulation stammt)

$[A_n]_r$ = Frequenz von A in der rechten Nachbarzelle zum Zeitpunkt n

$[A_n]_l$ = Frequenz von A in der linken Nachbarzelle zum Zeitpunkt n

Unter Berücksichtigung von (1-4) stehen daher $[A]$ und $[B]$ zum Zeitpunkt n+1 in folgendem neuen Verhältnis:

$$[A_{n+1}] : [B_{n+1}] = (1-2g)*((1-d) + (d/50*[A_n]))*[A_n]+ g*[A_n]_r*((1-d) + (d/50*[A_n]_r))+g*[A_n]_l*((1-d)+(d/50*[A_n]_l)):(1-2g)*((1+d)+(d/50*(100-[A_n])))*(100-[A_n])+g*(100-[A_n]_r)*((1+d)+ (d/50*(100-[A_n]_r))) +g*(100-[A_n]_l)*((1+d)+(d/50*(100-[A_n]_l)))$$

Wobei nach (1) erneut gelten muß: $[A_{n+1}]+[B_{n+1}] = 100$

Daraus läßt sich sich folgende allgemeine Formel für die Berechnung von $[A_{n+1}]$ ableiten:

$$[A_{n+1}]=100/((((((100-[A_n])*(1-2g)*((1-d)+(d/50*(100-[A_n]))))+(g*(100-[A_n]_r)*((1-d)+(d/50*(100-[A_n]_r))))+(g*(100-[A_n]_l)*((1-d)+(d/50*(100-[A_n]_l)))))/(((1-2g)*[A_n]*((1-d)+(d/50*[A_n])))+ (g*[A_n]_r*((1-d) +(d/50*[A_n]_r)))+(g*[A_n]_l*((1-d) +(d/50*[A_n]_l))))))+1) \quad 6)$$

Fitnessunterschied (d) und Weite der Überlappungszone

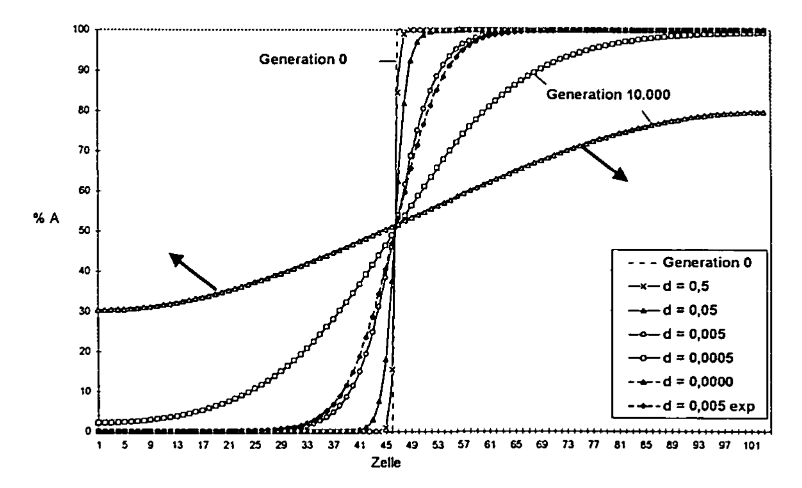


Abb. 2: Weite der Überlappungszone bei verschiedenen Fitnessunterschieden und konstantem Genfluß (g = 0,1).- Für d-Werte von 0,5 bis 0,005 wurde die Simulation bis zur Erreichung des Gleichgewichtes durchgespielt, für d = 0,0005 und d = 0,0 bis zur Generation 10.000. Die Kurve für d = 0,0005 ist auf Grund des zu kleinen Areals von B nicht stabil. Im verwendeten Maßstab sichtbar wird dies aber erst bei Generationszahlen >> 10000 (vgl. Abb 5). Für d = 0,0000 würde der Gleichgewichtszustand einer waagrechten Linie entsprechen. Die Annäherung daran erfolgt asymptotisch. Der Kurve d = 0,005exp liegt die exponentiell sinkende Fitnesskurve von Abb. 3 zugrunde.

Die Mathematik sigmoidaler Clines, welche durch ein Gleichgewicht von Selektion und Dispersion aufrechterhalten werden, wurde von populationsgenetischer Seite bereits eingehend ausgelotet. Wir beschränken uns hier daher auf die Illustration der wichtigsten praktischen Konsequenzen unseres Modells.

Wird die Weite der Übergangszone (w) definiert als 1/max. Kurvensteigung, so gilt in Anlehnung an ENDLER (1977) und BARTON & HEWITT (1989) folgende Proportionalität:

$$w = 1/k_{max} = \text{const.} * \sqrt{\frac{\bar{x}^2 * g}{d}} \qquad (7)$$

k_{max} = max. Kurvensteigung; $\bar{x}$ = durchschnittliche Verbreitungsdistanz pro Generation, g = Wahrscheinlichkeit eines Samenimportes aus sämtlichen Nachbarzellen.

In dieser ersten Simulationsserie (Abb 2) wurde zunächst die Größenordnung von d (= maximaler relativer Fitnessunterschied) schrittweise um je eine Zehnerpotenz abgesenkt. Die Weite der Übergangszone verhält sich in diesem Fall proportional zu $1/\sqrt{d}$.

$w = \text{const.} * 1/\sqrt{d}$

Daß eine stärkere Selektion (größeres d) zu engeren Übergangszonen führt, ist in den allgemeinen Modellgrundlagen bereits vorgegeben. Umgekehrt verlängert sich mit abnehmender Selektionsintensität die Zeit bis zur Einstellung des Gleichgewichts sehr stark, was darauf zurückgeht, daß auf Grund der jetzt breiteren Übergangszone wesentlich stärkere Populationsverschiebungen relativ zur hier gewählten Ausgangsposition (Breite der Übergangszone = 0) zu bewältigen sind.

Als bemerkenswerter Extremfall wurde auch die Kurve für d = 0,0 in die Graphik aufgenommen. Sie entspricht dem Fall, daß zwei gleich konkurrenzstarke Arten mit identischen Nischenansprüchen in Kontakt kommen, ohne daß irgend eine Art dichteabhängiger Selektion auftritt. Die Annäherung an das endgültige Gleichgewicht (w =) erfolgt hier asymptotisch (vgl. Abb. 6). Bei langlebigen Arten ohne Fernverbreitungseinrichtungen, also etwa auch bei unseren alpinen Schwingeln, könnte diese diffusionsartige Vermischung derart langsam fortschreiten, daß Änderungen innerhalb der von uns bisher einigermaßen dokumentierten Zeiträume gar nicht mehr nachweisbar sind. Die Versuchung wäre dann groß, auch hier von „eingefrorenen" Arealgrenzen zu sprechen.

Letztlich wurde unter d = 0,005exp auch eine Fitnesskurve getestet, bei der mit sinkender Populationsfrequenz die Fitness exponentiell abnimmt (Abb. 3).

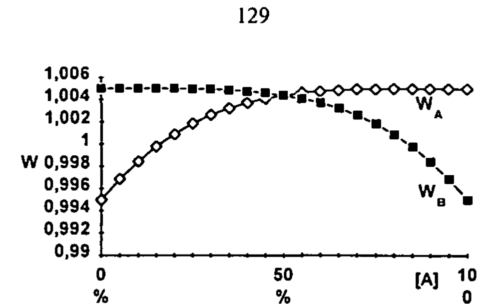


Abb. 3: Mit abnehmender Populationsfrequenz exponentiell sinkende Fitnessfunktion (8).

Die hier angewandte Fitnesskurve gehorcht folgender Gleichung:

$$W_A = 0{,}995+((1-(1-([A]/100))^4)/100) \quad (8)$$

für $0 \leq [A] \leq 100$

Diese Fitnesskurve dürfte den tatsächlichen Verhältnissen insofern näherkommen, als bei Populationsanteilen >50 % das Ausmaß der Fitnessminderung durch Ausbleiben der Fremdbestäubung noch sehr gering dürfte. Konkrete diesbezügliche Untersuchen fehlen allerdings noch völlig. Der entscheidende Unterschied zur linearen Fitnesskurven ist jedenfalls die deutlich niedrigere Selektionsintensität bei mittleren Populationsanteilen, die Auswirkungen auf die Weite der Übergangszone sind aber im Vergleich zu Änderungen bei *d* oder *g* gering.

Genflußfaktor (*g*) und Weite der Überlappungszone

Wie aus der allgemeinen Formel für die Weite der Übergangszone (7) abzuleiten, wirkt sich eine Erhöhung von $\bar{x}$ wesentlich stärker auf die Kurvensteigung und damit die Breite der Übergangszone aus als eine Steigerung von *g*.

Bei konstanter Selektionsstärke (*d* = 0,005) wurden in Abb. 4 folgende Kombinationen von *g* und $\bar{x}$ simuliert:

Kurve	g	$\bar{x}$
$g = 0{,}1$	0,1	0,2
$g = 0{,}2$	0,2	0,4
$g_1 = 0{,}15$, $g_2 = 0{,}05$	0,2	0,5
$g_1 = 0{,}1$, $g_{2,3,4,5} = 0{,}025$	0,2	0,9

Dabei wurde bei der Simulation einer höheren durchschnittlichen Verbreitungsdistanz ($\bar{x}$) folgendermaßen verfahren:

Kurve $g_{1,2}$: Drei Viertel der verbreiteten Samen wandert in die rechts und links direkt angrenzenden Zellen (g_1 = 0,15), ein Viertel aber jeweils in die beiden übernächsten (g_2 = 0,05).

Kurve $g_{1,2,3,4,5}$: Die Hälfte der verbreiteten Samen wandern in die beiden angrenzenden Zellen (g_1 = 0,1), die andere Hälfte wandert zu gleichen Teilen in die nächsten 4 Nachbarzellen (jeweils rechts und links; g_2, g_3, g_4, g_5 jeweils 0,025). Die starke Abhängigkeit der Breite der Übergangszone von der Weite des Diasporentransportes wird bei dieser Annahme besonders augenscheinlich.

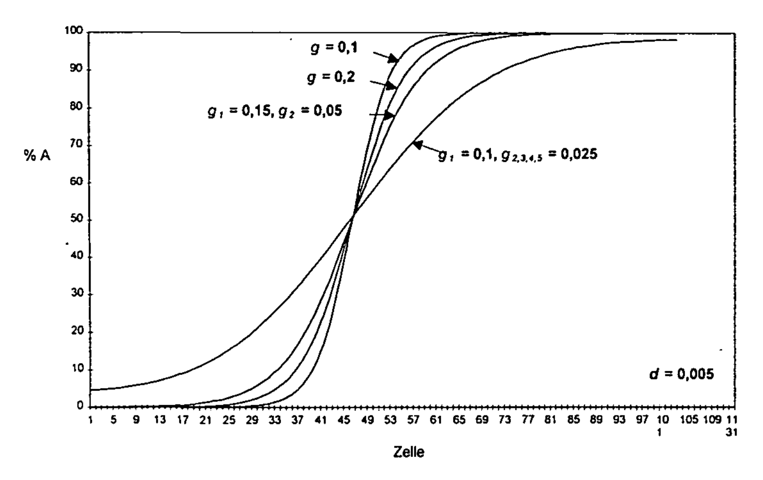


Abb. 4: Auswirkung der Variation des Genflusses auf die Weite der Überlappungszone (für d = 0,005). Nähere Erklärung im Text.

Wird allgemein der Genfluß im Verhältnis zur Selektionsintensität zu stark gesteigert (oder umgekehrt natürlich die Selektionsintensität zu stark gesenkt, vgl. Kurve d = 0,0005 in Abb, 4), so tritt der Fall ein, daß auf Grund der räumlichen Begrenztheit des Simulationsraumes die jeweils von vornherein weniger weit verbreitete Art von der arealmäßig überlegenen überrollt wird und dadurch aus dem Simulationsraum völlig verschwindet (Abb. 5). Dieser Vorgang hat autokatalytischen Charakter, d. h. er beginnt sehr langsam und schreitet mit zunehmender Unterwanderung der unterliegenden Art immer rascher fort. Da solche Verdrängungsvorgänge an Barrieren mit verringertem Genfluß zum Stillstand kommen, wäre in der Praxis also zu erwarten, daß im limitierten Raum eines Gebirgsstockes sich jeweils nur eine von zwei über frequenzkorrelierte Fitnesskurven verbundenen Arten behaupten kann.

Ein analoges, allerdings nicht zum völligen Aussterben des zahlenmäßig unterlegenen Konkurrenten führendes Zusammendrängen von Allelgrenzen an Genflußbarrieren hat übrigens bereits ENDLER (1977) bei seinen auf dem Selektions-Gradienten-Modell beruhenden Studien beschrieben.

Vieles spricht dafür, daß diese starke Abhängigkeit der für eine langfristige Koexistenz notwendigen Mindestarealgröße vom Genflußfaktor auch dafür verantwortlich ist, daß sich Organismengruppen mit extrem weit verbreiteten Diasporen (z. B. Moose) markant weniger in vikariierende Sippen mit historisch deutbaren Arealgrenzen aufgespalten haben als viele Gefäßpflanzengruppen. Besonders auffällig wird

dieser Unterschied beispielsweise in mediterranen Gebirgen, wo nach den Erfahrungen des Autors in Sizilien und Sardinien die Moosflora durchwegs noch wesentlich stärker mitteleuropäische Züge aufweist als die an Lokalentwicklungen viel reichere Gefäßpflanzenflora.

Stabilität der Übergangszone gegen Fernverbreitung

Ein prinzipieller Unterschied zwischen Selektions-Gradienten-Modellen und „tension zone"-Modellen ist, daß nur bei ersteren clinale Umweltgradienten für unterschiedliche Fitnesswerte der Konkurrenten und damit für die Aufrechterhaltung der Arealtrennung verantwortlich sind. Verpflanzungsversuche ins Areal der jeweiligen Konkurrenzart wären diesem Ansatz zufolge längerfristig jedenfalls zum Scheitern verurteilt. Komplizierter präsentieren sich die Zusammenhänge bei den „tension-zone" Modellen.

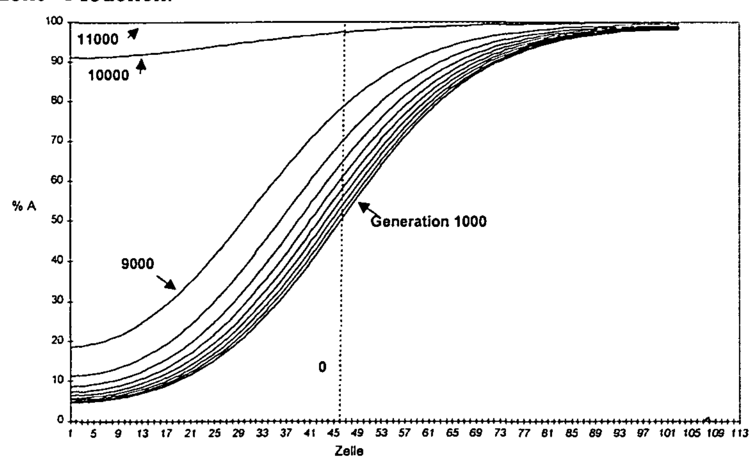


Abb. 5: Verdrängung der von vornherein arealmäßig unterlegenen Art B durch die Art A bei geringer Selektionsintensität (d = 0,005) und hohem Genfluß (g_1 = 0,1, g_2, g_3, g_4, g_5 jeweils 0,025). Man beachte die autokatalytische Geschwindigkeitssteigerung dieses Vorganges in seiner Endphase.

Da hier einseitiger Genfluß, etwa auf Grund unterschiedlicher Arealgrößen, die Artfrequenzen von Nachbarzellen ändern und damit dominoartige Effekte auslösen kann (höhere Frequenz von A ➔ höhere Fitness von A ➔ höherer Genfluß in nächste Nachbarzelle ➔ auch hier gewinnt A die Mehrheit etc.) sind für die langfristige Coexistenz zweier vikariierender Arten bestimmte Mindestareale notwendig. Deren Größe ist dem Verhältnis Genfluß/Selektion (7) proportional. Unter dieser charakteristischen Arealgröße liegende Enklaven werden auf Grund der homogenisierenden Kraft des Genflusses letztlich von der Nachbarart überrollt. Daß eine solcherart ausreichend große Populationsinsel auf einen Schlag durch massive Fernverbreitung innerhalb des Areals eines Konkurrenten entstehen könnte, ist durch natürliche Prozesse schwer vorstellbar. Am ehesten konstruierbar wäre dies allenfalls für Arten mit

normalerweise überaus kleinem Genflußfaktor (z. B. myrmekochore Arten), die innerhalb ihrer Areale regelmäßig größeren Populationsschwankungen ausgesetzt sind (z. B. durch Überschwemmungen in Augebieten). In diesem Fall wäre die zufällige Etablierung eines Weitwanderers an frisch zur Kolonisation freiwerdenden, von der Konkurrenz noch nicht erreichten Stellen denkbar. Die solcherart herangewachsene Inselpopulation könnte sich in der Folge – sehr niedriges Verhältnis Genfluß/Selektion vorausgesetzt – auch gegenüber einer Rückeroberung des Terrains durch den nun ebenfalls wieder langsam vorrückenden alteingesessenen Konkurrenten als beachtlich widerstandsfähig erweisen. Möglicherweise ist das kuriose, nach SPETA (1982) am ehesten durch Verschwemmung erklärliche Inselvorkommen von *Scilla bifolia* L. mitten im Areal von *Scilla vindobonensis* SPETA in der Stopfenreuther Au so zu erklären. Hybriden zwischen den beiden chromosomal überraschend verschiedenen Sippen wurden bisher nicht beobachtet (GREILHUBER & SPETA 1977). Von besonderem Interesse wären in diesem Fall aber darüberhinaus Untersuchungen über den Grad der Selbststerilität sowie der Spezifität von Bestäubern. Unter der Voraussetzung einer (teilweisen) Selbstinkompatibilität sowie eines fehlenden Diskriminationsvermögens von Seiten der Bestäuber wäre jedenfalls die seltenere Art im Mischungsbereich benachteiligt, da sie mit (proportional zur Seltenheit anwachsender) Wahrscheinlichkeit durch „falschen" Pollen bestäubt würde. Diese Situation hätte daher – trotz fehlender Kreuzbarkeit – überaus verblüffende Parallelen zur Arealgrenzbildung auf Grund einer Selektion gegen Hybriden. In beiden Fällen ist die häufigere Art nämlich eine „Falle" für den Pollen der selteneren und damit ursächlich an deren (überproportionalen) Fitnessminderung beteiligt.

Wie Abb. 5 eindrucksvoll vor Augen führt, ist in der Praxis allerdings damit zu rechnen, daß die (Rück-) Eroberung eines Teilareals bei positiv frequenzkorrelierten Fitnesskurven (also auch bei Hybridunverträglichkeit!) anfangs derart langsam vor sich gehen kann, daß dies mit unseren heutigen Methoden nicht mehr erfaßbar ist. Je mehr die vordringende Sippe allerdings dann die Oberhand gewinnt, umso rascher überstürzen sich in der Folge die Ereignisse. Für einen menschlichen Beobachter ohne Kenntnis der Zusammenhänge müßten solch vergleichsweise rasche Populationszusammenbrüche nach langen Phasen unmerklicher Frequenzverschiebungen jedenfalls als unerklärliche Katastrophen erscheinen.

Es ist reizvoll zu überlegen, welche Hypothesen dann für das Aussterben der letztlich unterlegenen Sippe aufgestellt werden könnten: Erbgutveränderungen einer der beiden Arten (etwa durch Mutation entstandene größere Konkurrenzkraft bei der vordringenden Art)? Inzuchtbedingte Degeneration bei der verschwindenden Minderheitsart? Eine allgemeine Klimaveränderung als Ursache für ein verändertes Konkurrenzgleichgewicht beider Konkurrenten?

Übrigens kann Fitnessminderung als Folge der Unterschreitung kritischer Mindestarealgrößen nicht nur bei zwei vikariierenden und dabei total konkurrierenden Sippen zum Aussterben eines der Kontrahenten führen. Vieles spricht dafür, daß unter sol-

chen Bedingungen auch die Wettbewerbsnachteile im steten Ringen mit einer Reihe anderer, jeweils nur teilweise nischenüberlappender Sippen derart gravierend werden können, daß sie ebenfalls mit dem Untergang lokal zu stark ausgedünnter Populationen enden. Dieses heute leider immer aktueller werdende Naturschutzproblem wurde in jüngster Zeit u. a. von LAMONT & KLINKHAMER (1993) an Restpopulationen einiger vom Aussterben bedrohten *Banksia*-Arten Südaustraliens dokumentiert.

Arealveränderungen bei konstanten Fitnessunterschieden sowie bei völligem Fehlen von Konkurrenz

In den bisher behandelten Fällen brachten umwelt- oder frequenzbedingte Konkurrenzphänomene die Expansionen der beteiligten Arten letztlich dauerhaft zum Stillstand. Zum Vergleich sollen nun auch Modelle zur Beschreibung dauerhafter Expansionsbewegungen vorgestellt werden. In Abhängigkeit von der Konkurrenzsituation in den neu zu besiedelnden Räumen sind dabei drei Fälle denkbar, welche sich in ihren Ausbreitungsgeschwindigkeiten sehr stark voneinander unterscheiden:

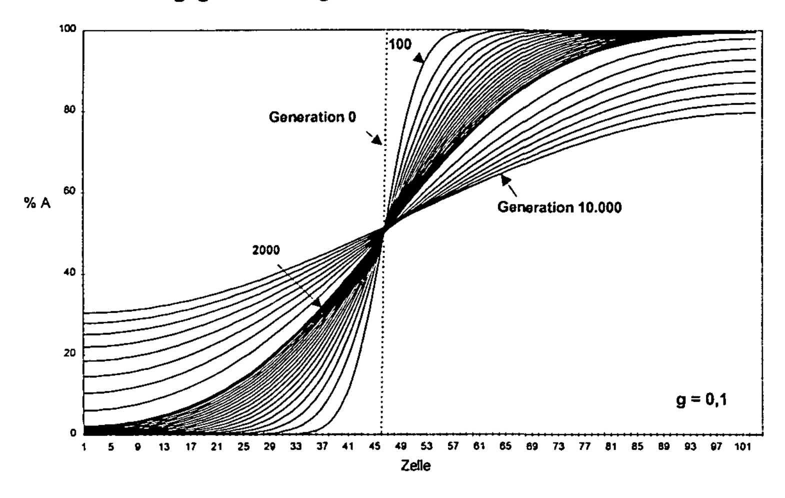


Abb. 6: Ineinanderwandern zweier überall gleich fitter Arten A und B (d = 0). Der verwendete mathematische Ansatz entspricht dem allgemeinen Modell (6) mit g = 0,1.

1. Art A trifft – etwa im Zuge von nacheiszeitlichen Rückwanderungsbewegungen – auf Art B. Beide Sippen stehen in totaler Konkurrenz und sind überdies unter allen Bedingungen gleich fit (Abb. 6). Bei diesem, wohl hypothetischen Beispiel, tritt erwartungsgemäß langsame Vermischung ein. Je weiter diese fortschreitet, umso geringer wird die Ausbreitungsgeschwindigkeit beider Sippen. Der Zustand völliger Gleichverteilung wird asymptotisch erreicht. Die Verhältnisse entsprechen

der Situation bei der Ineinanderdiffusion zweier Gase, wobei der Genflußfaktor $\bar{x}^2 * g$ (7) einem Diffusionskoeffizienten entspricht. Am langsamsten erfolgt dieses Ineinanderwandern bei langlebigen Arten (K-Strategen; hier dauert der Ersatz der bereits etablierten Pflanzen durch Zuwanderer naturgemäß besonders lange) mit sehr wenig effektiver Fernverbreitung der Diasporen. Dazu gehören auch viele Gebirgspflanzen, u. a. die eingangs vorgestellten Sippen der Violettschwingelgruppe. In solchen Fällen wird es daher im einzelnen schwer sein zu unterscheiden, ob die uns als stationär erscheinenden Überlappungszonen tatsächlich stabil sind (etwa durch positiv frequenzkorrelierte Selektion) oder ob sie nur Diffusionszonen mit sehr langsamen Wanderungsgeschwindigkeiten darstellen. Sind beide Sippen noch vollfertil miteinander kreuzbar (ohne Fitnessverlust bei den Heterozygoten) so läuft der Vermischungsvorgang natürlich innerhalb des gemeinsamen Genoms ab. Dieser Fall scheint beim Artenpaar *Pulsatilla vulgaris* MILL. – *P. grandis* WENDER. eingetreten zu sein, welches heute durch eine sehr weite Übergangszone zwischen Ostbayern und Oberösterreich verbunden ist.

2. Die aufeinandertreffenden und in totaler Konkurrenz stehenden Sippen unterscheiden sich – unabhängig von Populationsanteil und geographischer Position – um einen konstanten Betrag in ihrer Fitness (Abb. 7)

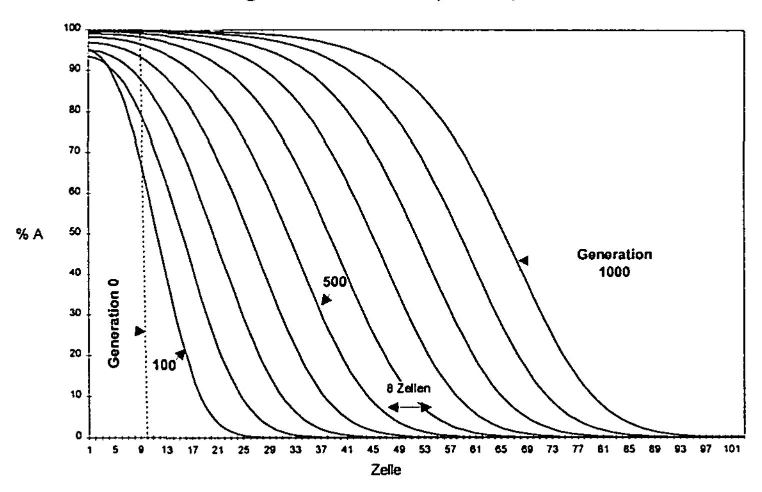


Abb. 7: Expansion der überall fitteren Art A in das Areal der unterlegenen Art B. Dazu wurden im Grundmodell (6) die positiv frequenzkorrelierten Fitnessfunktionen von A und B durch Konstante ersetzt: $W_A = 1+d$, $W_B = 1-d$, $d = 0{,}005$; Simulationsannahme für den Samentransport wie bei Abb. 8 ($g_1 = 0{,}1$, $g_2 = 0{,}01$, $g_3 = 0{,}001$)

Auch solche Situationen sind nach dem sekundärem Zusammentreffen zweier vorher geographisch isolierter Sippen denkbar. Beispiele hierfür wären etwa nach dem Abschmelzen glazialer Eisschilde ablaufende gegenläufige Rückwanderungsbe-

wegungen aus verschiedenen Refugien oder auch Wanderungsbewegungen der alpischen und nordischen Vegetation während der Eiszeiten. Bemerkenswert ist jedenfalls die im Vergleich zur Expansion in konkurrenzfreie Räume (Abb. 8) überraschend niedrige Wanderungsgeschwindigkeit der überlegenen Sippe. Schon wenn es sich um annuelle Arten handelt, welche definitionsgemäß bei jeder neuen Generation sämtliche Individuen ersetzen, verschiebt sich bei den angenommenen Parametern die Übergangszone nur um etwa 8 Zellen pro 100 Jahre. Bei langlebigen K-Strategen (wie etwa den allermeisten Gebirgspflanzen, bei denen eine durchschnittliche Lebenserwartung von mehr als zehn Jahren wohl die Regel ist), verzögert sich die Ausbreitungsgeschwindigkeit der fitteren Art natürlich noch zusätzlich.

3. Eine Art breitet sich in einen völlig konkurrenzfreien Raum hinein aus. Dieses Modell ist zweifellos eher eine didaktisch interessante Extremannahme als eine direkt auf die Praxis umsetzbare Simulation. Selbst der mit dem Ende der Kaltzeiten einsetzende Gletscherrückzug war wohl viel zu langsam, um große vegetationsleere Räume zu hinterlassen. Am ehesten haben sich einige überaus konkurrenzstarke Neophyten an das hier simulierte Muster explosionsartiger Arealausweitung gehalten. Beispielsweise konnte man sich bei *Impatiens glandulifera* ROYLE des Eindruckes nicht erwehren, daß die potentiellen heimischen Konkurrenten diesem Neuankömmling aus dem Himalaja derart unterlegen waren, daß er an vielen eben erreichten Standorten tatsächlich anfangs mit exponentiellen Wachstumsraten seine Populationen aufbauen konnte. Gerade in derart gelagerten Fällen läßt sich aber auch die Bedeutung der sprunghaften Fernverbreitung für derartige Ausbreitungsvorgänge einer weit überlegenen Art studieren. Große *Impatiens glandulifera*-Bestände entwickelten sich nach eigener Beobachtung binnen weniger Jahre auf Waldschlägen fernab bereits etablierter Populationen entlang der größeren Flüsse, obwohl die durchschnittliche Flugweite der Schleuderfrüchte nur wenige Meter beträgt. Grundvoraussetzung für eine effektive Fernverbreitung sind allerdings neben allgemeinen Fitnessvorteilen eine gewisse Selbstfertilität (*I. glandulifera* ist nach SCHWABE & KRATOCHWIL 1991 selbstkompatibel) oder ein effektives vegetatives Ausbreitungsvermögen (vgl. *Veronica filiformis* SMITH). Die besonders große Bedeutung der Fernverbreitung bei völliger Abwesenheit von Konkurrenz läßt sich am einfachsten dadurch erklären, daß hier jede einzelne Diaspore fernab vom geschlossenem Areal zu einer dauerhaften Ansiedlung (mit nachfolgend logistischer Populationszunahme!) führt, und zwar auch dann, wenn es sich um eine partiell selbststerile Art mit einer sehr stark positiv frequenzkorrelierten Fitnesskurve handelt.

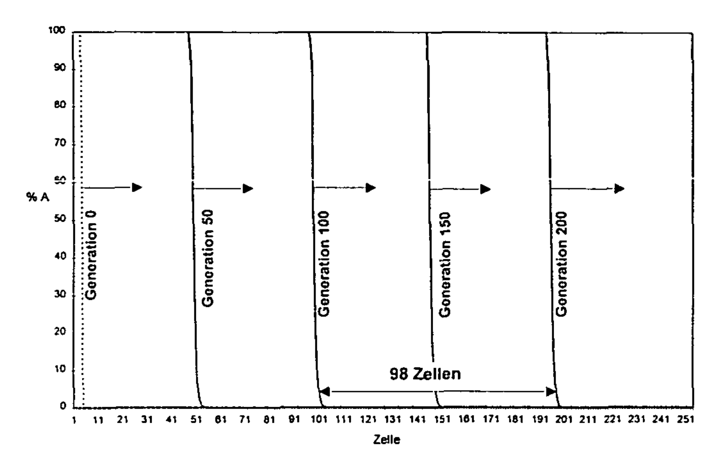


Abb. 8: Expansion einer Art in den konkurrenzfreien Raum. Nicht berücksichtigt wurde im Modell allerdings die Möglichkeit der Fernverbreitung, welche insbesondere bei Ruderalarten mit teilweise fast uneingeschränkter Selbstfertilität bzw. sehr effektiver vegetativen Vermehrung die Ausbreitung um Größenordnungen beschleunigt und in der Praxis häufig zur inselförmigen Gründung von neuen Ausbreitungszentren fernab der Stammpopulation führt.

Modellannahme:

Innerhalb jeder von Diasporen erreichten Zelle erfolgt logistisches Wachstum:

$$[A_{n+1}]-[A_n] = r*[A_n]*(K-[A_n])/K \tag{9}$$

$$[A_{n+1}] = r*[A_n]*(K-[A_n])/K+[A_n] \tag{10}$$

r = Populationswachstumsfaktor, K = Kapazität (maximale Populationsgröße)

für die abgebildete Simulation galt: $r = 2$, $K = 100$

Zum Zeitpunkt n heißt:

$[A_n]_{l1}$= Frequenz von A in der ersten Nachbarzelle links, $[A_n]_{l2}$ = Frequenz von A in der zweiten Nachbarzelle links, $[A_n]_{l3}$ = Frequenz von A in der dritten Nachbarzelle links.

analog sind $[A_n]_{r1}$, $[A_n]_{r2}$, $[A_n]_{r3}$ die Frequenzen von A in den entsprechenden rechten Nachbarzellen.

g_1, g_2, g_3 = Genflußfaktoren für 1., 2. und 3. Nachbarzellen

für die Simulation galt: $g_1 = 0{,}1$, $g_2 = 0{,}01$, $g_3 = 0{,}001$ (wie bei Abb 7)

Die der Simulation zugrundeliegende Gleichung hat daher die Form:

$$[A_{n+1}] = (0{,}778*((2*[A_n]*(100-[A_n])/100)+[A_n]))+(0{,}1*((2*[A_n]_{l1}*(100-[A_n]_{l1})/100)+[A_n]_{l1}))$$
$$+(0{,}01*((2*[A_n]_{l2}*(100-[A_n]_{l2})/100)+ [A_n]_{l2}))+(0{,}001*((2*[A_n]_{l3}*(100-[A_n]_{l3})/100)+ [A_n]_{l3}))$$
$$+(0{,}1*((2*[A_n]_{r1}*(100-[A_n]_{r1})/100)+ [A_n]_{r1}))+(0{,}01*((2*[A_n]_{r2}*(100-[A_n]_{r2})/100)+ [A_n]_{r2}))$$
$$+(0{,}001*((2*[A_n]_{r3}*(100-[A_n]_{r3})/100)+[A_n]_{r3})))$$

Selbst bei dem in unserer Simulation extrem niedrig angenommenen Populationswachstumsfaktor (r = 2) erfolgt die Verschiebung der Arealgrenze (wieder unter der Voraussetzung der Einjährigkeit) um 98 Zellen pro 100 Jahre, also immerhin etwa 14 mal so rasch wie in der vorangegangenen Simulation. In der Praxis wird dieser Unterschied aber durchwegs noch weit größer sein, etwa wenn es sich um sehr langlebige *K*-Strategen oder (und) Arten mit hohem *r* handelt. Zur Veränderung des Zahlenverhältnisses innerhalb einer bereits existierenden Population von leicht unterlegenen Konkurrenten (etwa auf Grund einer etwas geringeren Samenproduktion bei sonst identischen Konkurrenzeigenschaften) durch Samentransport und schließlich Selektion müssen ja zunächst einmal die etablierten Pflanzen sukzessive (und entsprechende dem Verhältnis der Fitnesswerte) durch Jungpflanzen ersetzt werden. Außerdem macht sich im Falle der Fernverbreitung einzelner Diasporen eine auf (partieller) Selbstinkompatibilität beruhende Fitnesssenkung bei Anwesenheit von Konkurrenten weit stärker bemerkbar als im absolut konkurrenzfreien Raum.

Die Bedeutung von Expansionsphasen für die Entstehung von Polyploiden

Was die Evolution unserer Alpenflora betrifft, so besteht heute weitgehende Übereinstimmung über die entscheidende Bedeutung großräumiger Wanderungsbewegungen für die Entstehung von Polyploiden aus ihren diploiden Elternsippen (vgl. u. a. MANTON 1937, EHRENDORFER 1949, 1962, POLATSCHEK 1966, KÜPFER 1974, FAVARGER 1975 u.v.a.m.). Nach der heute vorherrschenden Ansicht hat dabei (wiederholte) geographische Isolation während der Kaltzeiten und nachfolgender Kontakt der sich etwas divergent entwickelten Sippen während der warmzeitlichen Ausbreitungsphasen zur Bildung von Allopolyploiden bzw. „intervarietal autopolyploids" sensu STEBBINS (1947, 1950) geführt. Da insbesonders Allopolyploide auf Grund der höheren Rekombinationsmöglichkeiten ihres Genoms allgemein als besonders adaptationsfähig gelten, sollten sie imstande gewesen sein, ihre diploiden Ausgangssippen teilweise zu verdrängen oder zumindest auf Grund ihrer höheren Anpassungsfähigkeit als erste in neu besiedelbare Räume vorzustoßen.

Interessant wären allerdings in diesem Zusammenhang experimentelle Untersuchungen über die tatsächlichen Konkurrenzverhältnisse zwischen denjenigen diploiden Stammsippen, deren Verbreitung mehr oder weniger eng an eiszeitlich kaum vergletscherte Refugialräume gebunden ist, und ihren polyploiden Abkömmlingen. Wären Polyploide nämlich prinzipiell konkurrenzkräftiger als ihre aus heutiger Sicht oft als „reliktisch" eingestuften diploiden Eltern, so bleibt unklar, warum sie diese entsprechend der Simulation von Abb. 7 nicht völlig aus den Refugialräumen verdrängt haben.

Außerdem spricht einiges dafür, daß eine Reihe dieser Wanderungspolyploiden doch eher autopolyploiden Ursprungs ist. Aus unseren eigenen Untersuchungen verweisen wir auf *Festuca norica* (HACKEL) K. RICHTER. Die hier neben der 2x-Stammform bekannt gewordenen 4x- und 6x-Cytotypen unterscheiden sich allenfalls tendenziell auf Grund weniger quantitativer Parameter (Spaltöffnungslängen, Blattdurchmesser) von den Diploiden und zeigen nicht den geringsten Hinweis auf die Beteiligung fremder Genome an ihrer Entstehung (PILS 1980, DAWE 1989). Eine besonders eindrucksvolle Übersicht über zahlreiche ähnlich gelagerte Fälle findet sich darüberhinaus in der umfangreichen Arbeit von KÜPFER (1974), der übrigens explizit auf die Häufigkeit der Bildung von Multivalenten in der Meiose dieser polyploiden Chromosomenrassen hinweist: „In many polyploids, multivalent configurations seem to be frequent, a fact which argues in favour of autopolyploidy and, probably, intervarietal autopolyploidy according to STEBBINS (1947, 1950)." Letztlich muß nach SPETA (1982) auch die von GREILHUBER (in GREILHUBER & SPETA 1977) sowie GREILHUBER (1978) karyologisch recht eingehend untersuchte *Scilla drunensis* SPETA als Neo-Autopolyploide der weiterverbreiteten *S. bifolia* L. gelten. Charakteristischerweise wagt sich erstere daher auch als einzige der österreichischen *Scilla*-Arten zumindest in E-Österreich in die größeren der inneren Alpentäler (SPETA 1987), womit sie sehr an die nach den Untersuchungen von PILS (1982) sowie DAWE (1989)) wohl ebenfalls autotetraploide „Kärnten-Steiermark-Rasse" von *Festuca pallens* HOST erinnert.

Aus all den zuletzt genannten Gründen scheint uns die Annahme einer prinzipiellen Überlegenheit von (Neo-) Polyploiden gegenüber ihren diploiden Stammformen beim derzeitigen Wissensstand nicht gerechtfertigt. Damit drängt sich unausweichlich die Frage auf, wie die Etablierung des ersten polyploiden Individuums in einer diploiden Population überhaupt vorstellbar ist. Partner für Fremdbestäubung auf der gleichen Ploidiestufe sind in diesem Stadium ja wohl noch nicht vorhanden, wenn man von der wenig wahrscheinlichen Annahme einer simultanen Entstehung gleich mehrerer Polyploider binnen kurzer Zeit einmal absieht. Selbstbefruchtung sollte aber die Fitness (Samenansatz) eines derartigen Neopolyploiden im ersten Stadium senken und seine dauerhafte Etablierung dadurch verhindern. Ein Ausweichen auf vermehrte vegetative Ausbreitung zur Kompensation des mangelhaften Samenansatzes, wie dies etwa URBANSKA (1977a,b) bzw. URBANSKA & LANDOLT (1978) am spontan entstandenen triploiden Hybriden zwischen *Cardamine rivularis* x *C. amara* feststellen konnten, scheint dabei eher eine interessante Kuriosität als ein allgemein gangbarer Weg zu sein.

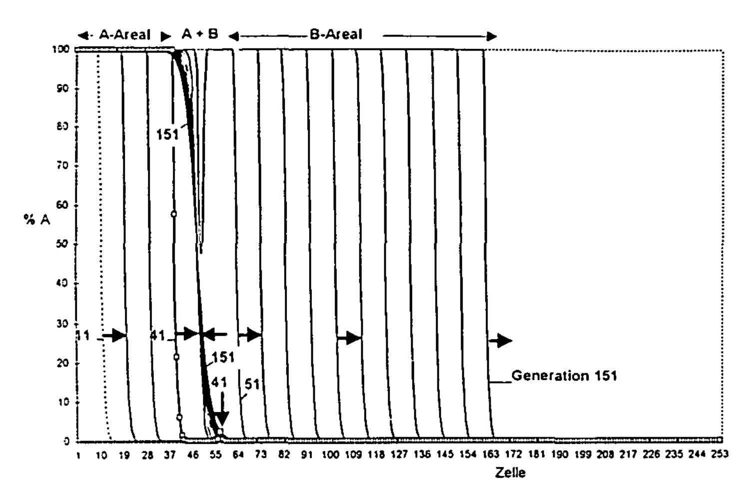


Abb. 9: *Etablierung eines Neopolyploiden im Zuge postglazialer Arealexpansion.*– Zu Beginn der Simulation bewegt sich Art A mit den in Abb. 8 verwendeten Parametern konkurrenzfrei expandierend nach rechts. Bei Generation 41 gelingt es einer autopolyploiden Diaspore sich durch Fernverbreitung 18 Zellen vor der Ausbreitungsfront zu etablieren. Zum Zeitpunkt des Eintreffens der Hauptwelle von A hat B durch logistisches Wachstum bereits die Kapazitätsgrenze in mehreren Zellen rings um seine Erstansiedlungsstelle erreicht und blockiert damit unter der Annahme positiv frequenzkorrelierter Fitnessfunktionen (d = 0,05, g = 0,1; vor allem Hybridinkompatibilität sollte dabei eine wichtige Rolle spielen!) das weitere Vordringen von A erfolgreich ab. Die weitere Expansion in eisfrei werdendes Gebiet erfolgt von jetzt an durch den Neopolyploiden B.

Angesichts dieser Lage erschien es reizvoll, unser Simulationsmodell einer positiv frequenzkorrelierten Fitness auch auf diese Situation anzuwenden (Abb. 9). Dabei ist nach all dem bisher Gesagtem klar, daß sich jegliche neu entstandene Mutante – soferne man ihr nicht eine überlegene Konkurrenzfähigkeit auch bei erzwungener Autogamie bzw. vegetativer Vermehrung zuschreiben will – nur in extrem kleinen und dabei aber isolierten Populationen durchsetzen kann. Gerade dafür boten nun aber offenbar nacheiszeitliche Expansionsphasen die besten Voraussetzungen. Geht man nämlich davon aus, daß in solchen Zeiträumen auch gelegentliche Fernverbreitungen, etwa auf eben eisfrei gewordene Moränenrücken, Bergschultern etc. stattfinden, so hätten diese Populationsgründer auf Grund des Fehlens von Konkurrenten natürlich Gelegenheit zu logistischem Wachstum, und zwar selbst unter der Annahme von „Anlaufschwierigkeiten" auf Grund anfangs notwendiger Selbstbestäubung.

Zum Zeitpunkt des Heranrückens der ersten Populationen der diploiden Stammart könnte dann dieser neopolyploide Vorposten bereits derart individuenreich geworden sein, daß er unter der Annahme positiv frequenzkorrelierter Fitness (in diesem Fall etwa auch durch Selektion gegen Hybriden!) sein inzwischen bereits etwas ausgeweitetes Areal schon erfolgreich behaupten könnte. Darüberhinaus würde die weitere Expansion in eisfrei werdende Gebiete vom nun an der Front stehenden Neopolyploiden aus erfolgen, was dessen Population natürlich exponentiell weiter ansteigen ließe

und damit auch gegen Unterwanderung bei hohen Genflußraten von seiten des anfangs ja insgesamt zahlenmäßig weit überlegenen Diploiden unempfindlich machen würde. Mit diesem Modell ist demnach die in vielen Verwandtschaftskreisen nachgewiesene vermehrte Präsenz von Polyploiden in eiszeitlich devastierten Gebieten auch ohne die Annahme einer prinzipiellen Überlegenheit von Polyploiden zwangslos zu erklären. Gerade hier zeigen sich aber auch die engen Grenzen derartiger Simulationen. Obwohl die allgemeine Wahrscheinlichkeit von Fernverbreitungen möglicherweise sogar höher ist als heute normalerweise angenommen, sind sie doch im einzelnen nicht genauer vorherzusagen als Quantensprünge im Elementarteilchenzoo. Ohne genaueste Kenntnis von Zeitpunkt, Ort, Genom der Diaspore etc. müssen daher unsere Prognosemöglichkeiten ähnlich limitiert bleiben wie beim allabendlichen Wetterbericht.

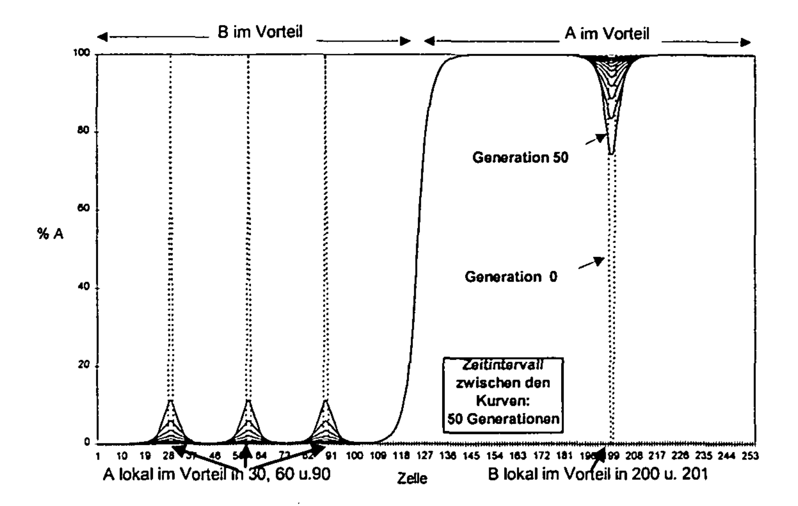


Abb. 10: Simulation des Schicksals einer an wenigen Lokalstandorten fitteren Sippe im Wettbewerb mit einer an Normalstandorten überlegenen Konkurrenzart.- Grundvoraussetzung ist auch hier totale Konkurrenz (1). Weitere Simulationsannahmen: Bis zur Zelle 125 ist B (z. B. durch ein anderes Großklima) konstant fitter (d = 0,005), ab Zelle 126 drehen sich die Konkurrenzverhältnisse um; g_1 = 0,1. Die Simulation startet aus der durch d und g_1 vorgegebenen Gleichgewichtslage, d.h. A und B grenzen mit einer vergleichsweise schmalen Übergangszone aneinander. Lokalstandorte mit umgedrehten Konkurrenzverhältnissen sind die Zellen 30, 60, 90 (hier gelten innerhalb des B-Areals die Konkurrenzbedingungen des A-Areals) sowie 200 und 201 (hier ist B innerhalb des A-Areals die fittere Art). Zu Beginn der Simulation wurden diese abweichenden Lokalstandorte jeweils zu 100 % mit der hier fitteren Art besetzt. Wie aus dem Simulationsverlauf ersichtlich, reicht unter den gewählten Voraussetzungen eine geringe Fitnessüberlegenheit auf Grund lokalklimatischer Faktoren nicht aus, um großräumige Fitnessnachteile, etwa auf Grund eines die Konkurrenzart begünstigenden Großklimas, auf Dauer zu kompensieren.

Diskussion

Die hier vorgestellten Modelle ermöglichen eine Synthese zwischen dem Arealbegriff der stark historisch orientierten, klassischen Chorologie und den Vorstellungen der modernen Populationsbiologie.

Nur historisch verständlich ist zweifelsohne die Häufung lokal verbreiteter Arten in den „massifs de refuge". Nach MERXMÜLLER (1952-54) handelt es sich dabei um einst wesentlich weiter verbreitete „Reliktarten", unserer Ansicht nach um Reste einer präglazial allgemein wesentlich kleinräumiger differenzierten Hochgebirgsflora, welche in den stark vergletscherten zentralen Alpenteilen stark dezimiert wurde, was dort zu starken Arealgewinnen der verbliebenen Sippen bzw. neopolyploider Rassen führte (PILS 1994).

Durchaus aktualistischen Deutungsmodellen zugänglich sind aber diejenigen Phänomene, welche offenbar über Jahrtausende hinweg imstande waren, Arealgrenzen in einmal eingerasteten Positionen zu fixieren. Anstelle der historizistischen Hypothese einer Biotypenverarmung schlagen wir dafür ein im wesentlichen auf interspezifischer Konkurrenz beruhendes Modell vor. Dabei spricht vieles dafür, daß durch positiv frequenzkorrelierte Fitnessfunktionen bzw. allgemein „tension zones" stabilisierte Arealgrenzen und solche, welche durch einen Selektionsgradienten der Umwelt (z. B. Großklima) aufrechterhalten werden, in der Praxis oft kaum zu trennen sind. Lehrreich ist hier der von zoologischer Seite bereits eingehend untersuchte Fall von Gelbbauch- und Rotbauchunke (*Bombina variegata, B. bombina*). Einerseits liegen bei diesem durch enge Hybridzonen verbundenen, vikariierenden Artenpaar konkrete Hinweise für eine Selektion gegen Hybriden vor (Literaturzusammenstellung in SZYMURA 1993), andererseits sind beide Sippen aber auch als indirekte Folge etwas unterschiedlicher Biotoppräferenzen höhenstufenmäßig geschieden. Beispielsweise bevorzugt die Gelbbauchunke kleinere, oft temporäre Gewässer und ist durch ihre dickere Haut vermutlich allgemein etwas besser an eine stärker terrestrische Lebensweise angepaßt (SZYMURA 1993).

Analoges ist natürlich auch von konkurrierenden Pflanzenarten zu erwarten. Daß sich „tension zones" in Richtung auf die allgemein weniger fitte Art hin verschieben, ist bekannt (vgl. Abb. 7). Sie kommen letztlich dort zu Ruhe, wo der Fitnessunterschied zwischen beiden Sippen verschwindet (etwa auf Grund geänderter Umweltbedingungen) oder wo hinreichend effektive Genflußbarrieren dieser Verschiebung ein Ende setzen. Dabei muß „fitter" keineswegs bedeuten, daß die betreffende Art in allen, natürlicherweise recht heterogenen Kleinstandorten (Sonnhang/Schatthang, mehr oder weniger basenreicher Boden....) überlegen ist. Es reicht schon, daß sie dies an einer Mehrzahl der Standorte (Populationen, „Zellen") ist. Unter diesen Bedingungen machen sich nämlich an der Arealgrenze die lokalen „Fitnesshochs" der in der Mehrzahl der Zellen überlegenen Art durch einen etwas asymmetrischen Genfluß bemerk-

bar, was letztendlich zu deren weiterem Vorrücken führt (Abb. 10). Genau der gleiche Effekt würde sich übrigens einstellen, wenn man in einem bestimmten Simulationsbereich die Zellen mosaikartig mit wechselnden Mehrheiten von A und B besetzt. Auf Grund ihres in der Summe überlegenen Genflusses würde sich auch hier die von vornherein häufigere Art letztlich allgemein durchsetzen. Allerdings muß für diese Gleichschaltung derartiger Mosaike von Kleinstandorten das Verhältnis $\bar{x}^2 \cdot g/d$ (= Genfluß/Selektion) ein gewisses Minimum übersteigen (vgl. Abb. 5).

Diese auch mit eigenen Simulationen auf der Basis von Selektions-Gradienten-Modellen ausgeloteten Gesetzmäßigkeiten sind vor allem bei der Abschätzung der Wirkung großräumiger Klimagradienten auf die Pflanzenverbreitung von Interesse. Angesichts der Vielzahl lokalklimatisch überaus unterschiedlicher Kleinstandorte im Hochgebirge mögen uns großklimatische Gradienten wie etwa die auffallend niedrigen Niederschlagsmengen im nordostalpinen Refugium (vgl. PILS 1988, 1994) als vergleichsweise unbedeutend erscheinen. Wenn derartige großräumige Klimaverschiebungen aber an der Mehrzahl der Standorte das Konkurrenzgleichgewicht von A (auch nur schwach!) hin zu B verschieben, reicht dies zumindest im Simulationsmodell aus um die nun unterlegene Art auch an lokalen Gunstlagen, an denen sie durchaus selbst leichte Konkurrenzvorteile genießt, ebenfalls zu verdrängen (Abb. 10).

Überaus kompliziert wird die praktische Umsetzung des hier präsentierten interspezifischen Konkurrenzmodells vor allem dadurch, daß die hier zwecks einfacherer mathematischer Behandlung vorausgesetzte absolute Nischengleichheit wohl ohnehin bei keinem vikariierenden Artenpaar tatsächlich verwirklicht ist. Daher sind für jede Art etwas unterschiedliche Nischenüberlappungen mit zahlreichen anderen Arten zu postulieren. Aus ökologischen oder historischen Gründen können dabei die Areale der beiden Vikarianten recht unterschiedlich betroffen sein. Dadurch wird (1) natürlich in der realen Welt völlig außer Kraft gesetzt. Zellengrößen und damit Genflüsse sind schon aus diesem Grund nirgends innerhalb des Areals einer Sippe konstant, wie wir es hier der Einfachheit halber angenommen haben. Letztlich beschränkt sich aber unter realen Verhältnissen die Konkurrenz natürlich keineswegs auf systematisch nächstverwandte Vikarianten. Tatsächlich steht jede Art mit einer für uns derzeit noch unüberschaubaren Menge von mehr oder weniger stark nischenüberlappenden Sippen in mehr oder weniger heftiger Konkurrenz. Die Konstruktion der hier notwendigen multipolaren Konkurrenzmodelle scheitert aber vorläufig noch am völligen Fehlen von praktischer Feldforschung auf diesem Gebiet. Angesichts dieser Komplikationen wird das Hauptanwendungsgebiet derartiger Simulationsmodelle auf interspezifischer Ebene wohl noch eine Zeitlang vorrangig die prinzipielle Auslotung arealkundlicher Gesetzmäßigkeiten sein und nicht die detailgetreue Nachvollziehung konkreter Arealgrenzbildungen.

Ausblick

Mit den hier präsentierten Computersimulationen haben wir versucht, eine Brücke zwischen der oft sehr historizistisch orientierten Arealkunde und den Ergebnissen der modernen Populationsbiologie zu schlagen. Dieser Arbeitsansatz zwingt zu mathematisch formulierbaren und damit kristallklaren Arbeitshypothesen. Die dabei verwendeten Parameter (relative Fitnesswerte, Genflußfaktoren, Grad einer eventuellen Hybridinkompatibilität etc.) sind Messungen zugänglich, wodurch präzisere Aussagen über die Ursachen rezenter Arealbeschränkungen möglich werden als etwa durch das Postulat „mangelhafter Ausbreitungstendenzen auf Grund eiszeitlicher Biotypenverarmung". Der Einsatz des Computers als „Zeitmaschine" macht es darüberhinaus auch möglich, alternative Theorien über historische Art- und Arealbildungsprozesse auf ihre prinzipielle Sinnhaftigkeit im Lichte aktueller Erkenntnisse der Populationsbiologie zu überprüfen.

Was bisher allerdings fast völlig fehlt, ist die Kenntnis selbst der grundlegendsten Variablen solcher Modelle. Bei welchen Verwandtschaftsgruppen liegen schon ähnlich konkrete Messungen der Fruchtbarkeitsminderung durch erzwungene Autogamie vor, wie sie von AUQUIER (1977) an *Festuca* durchgeführt wurden? Von welchen Arten wissen wir, welche durchschnittlichen Entfernungen ihre Diasporen pro Generation zurücklegen, oder gar, mit welchen Sippen sie in verschiedenen Teilen ihres Gesamtareals wie stark konkurrieren? Angesichts dieser immensen Wissenslücken und des bemerkenswerten Aufschwunges, welche derartige mathematisch-experimentell orientierte Ansätze derzeit im angelsächsischen Raum erleben, bleibt jedenfalls nur zu hoffen, daß sich die botanisch-chorologischen Forschung auch hierzulande bald dieses Themas annehmen wird.

Letztlich wollen wir es aber auch nicht verabsäumen, auf die erkenntnistheoretischen Grenzen selbst einer derart objektivierten und mathematisierten Arealkunde hinzuweisen. Sicher fehl am Platz ist die Hoffnung, daß es bald nur mehr eine Frage der exakten Kenntnis der Parameterwerte und einer möglichst wirklichkeitsnahen mathematischen Formelsprache sein wird, um die vergangenen und zukünftigen 10000 Jahre Arealentwicklung der einzelnen Sippen unserer Alpenflora auf dem Bildschirm herunterflimmern zu lassen. Die Situation wird sich hier nie von der in der Meteorologie oder der allgemeinen Evolutionsforschung unterscheiden. Die unsichtbare Mauer, gegen die alle diese Wissenschaften von komplexen Systemen letztlich stoßen, wurde erstmals von Werner Heisenberg theoretisch ausgelotet. Die Konsequenzen der nach ihm benannten „Unschärferelation" begegnen uns auch beim Versuch der Simulation arealkundlicher Vorgänge auf Schritt und Tritt. Insbesondere machen sich mit der Zunahme der Meßgenauigkeit auch die dabei verursachten Störungen an den untersuchten Systemen immer drastischer bemerkbar. Übersetzt in die Alltagssprache heißt dies: Unendlich genaue Messung des „status quo" würde unendlich

viele Forscher mit einer unbeschränkten Speicherkapazität der beteiligten Datenverarbeitung benötigen. Bekanntlich sind wir aber eben dabei, unser Weltklima schon mit einer vergleichsweise winzigen „Forscherbiomasse" irreversibel zu verändern. Darüberhinaus machen sich schon bei recht groben Prognoseversuchen zunehmend unkalkulierbare Quanteneigenschaften bei unseren Untersuchungsobjekten bemerkbar. Übertragen auf das Thema unseres Artikels: Ob auf den blutverschmierten Fängen eines Adler nach seinem Kampf mit dem erbeuteten Murmeltier die Karyopse eines Violettschwingels gerade noch hängenbleibt, oder beim Wegfliegen doch in letzter Sekunde noch abgestreift wird, kann möglicherweise in Phasen der Arealexpansion über die Zukunft der betreffenden Sippe in einem ganzen Gebirgsmassiv entscheiden.

Zusammenfassung

Im Gegensatz zu vielen anderen Zweigen der Biologie ist in der Chorologie der Sprung von einer hauptsächlich deskriptiven Betrachtungsweise hin zu einem mehr experimentell-analytischen Ansatz bisher kaum geglückt. Hauptverantwortlich dafür sind vor allem zwei Ursachen:

1. Grundlegende Postulate der traditionellen Arealkunde sind einer experimentellen Überprüfung nur schwer zugänglich. Dazu gehört insbesondere die Hypothese, daß aktuelle Arealbeschränkungen in vielen Fällen durch „mangelhafte Ausbreitungstendenzen" auf Grund genetischer Verarmung während Arealschrumpfungsphasen (verursacht in erster Linie durch eiszeitliche Gletschervorstöße) zu erklären seien.
2. Die Integration moderner populationsbiologischer und -genetischer Befunde in die botanische Arealkunde ist bisher (besonders in Mitteleuropa!) weitgehend unterblieben.

Vor diesem Hintergrund wird versucht, ein Erklärungsmodell für allgemein anerkannte chorologische Phänomene (etwa den besonderen Endemitenreichtum eiszeitlich unvergletschert gebliebener „Refugialgebiete") auf der Basis eines modernen populationsbiologischen Ansatzes zu erarbeiten. Ausgangspunkt aller Überlegungen ist die in der Populationsgenetik bereits wiederholt erprobte Annahme, daß aktuelle Arealgrenzen normalerweise durch zwei antagonistisch wirkende Kräfte fixiert werden:

- Expansionsfördernd wirkt permanenter Genfluß (durch Diasporentransport) über die aktuellen Arealgrenzen hinaus.
- Dem entgegen wirkt die Konkurrenz anderer, vikariierender Arten mit vergleichbarer (im verwendeten Modell identischer) ökologischer Nische, welche ihrerseits analoge Ausbreitungstendenzen zeigen.

Die Kombination beider Kräfte zu einer Rekursionsgleichung ermöglicht die Simulation der räumlichen Entwicklung zweier total konkurrierender Arten unter den verschiedensten Annahmen und für viele Tausende von Generationen.

Ergebnisse:

Das hier vorgestellte Grundmodell basiert auf einer positiv Frequenz-korrelierten Fitness-Funktion[5] (PFKFF) für jede der beiden konkurrierenden Arten. Unter Freilandbedingungen ist dies insbesondere bei obligat allogamen Arten (etwa den allermeisten Arten der Gramineengattung *Festuca* L.) zu erwarten, deren Diasporenproduktion und -vitalität der Fremdbestäubungswahrscheinlichkeit und damit der Populationsdichte proportional ist. In seinen mathematischen und auch biologischen Konsequenzen entspricht dieses Modell den „tension zone"-Modellen der modernen Populationsgenetik, die stabile räumliche Grenzen zwischen Unterarten durch Fitnessreduktion auf Grund von Hybridunverträglichkeit erklären. Folgende allgemeingültige Schlußfolgerungen ergeben sich aus den durchgeführten Simulationen:

1. Die Lage aktueller Arealgrenzen wird beim präsentierten Modell nicht durch aktuelle Umweltbedingungen festgelegt, sondern ausschließlich durch einen historischen Faktor, nämlich den Punkt des ersten Kontaktes zwischen beiden Konkurrenten (etwa nach postglazialen Expansionsphasen).
2. Wo immer PFKFFs im Spiel sind, benötigen Populationen gewisse Mindestareale, um gegen eine Invasion durch konkurrierende Arten stabil zu sein. Populationszusammenbrüche durch geringfügige Unterschreitung des Minimalareals beginnen zunächst extrem langsam, zeigen aber in der Folge autokatalytisches Verhalten, was in der Endphase zu vergleichsweise erdrutschartigen Arealeinbußen und schließlich zum Aussterben in vergleichsweise kurzen Zeiträumen führt.
3. Umgekehrt folgt aus Punkt 2, daß die Etablierung teilweise reproduktiv isolierter Mutanten (z. B. Polyploider) innerhalb von bereits existierenden Populationen mit einer PFCFF solange unmöglich ist, als nicht zusätzliche Effekte ins Spiel kommen, etwa eine effektive vegetative Verbreitung der Mutante oder deren allgemein stark überlegene Fitness (z. B. durch Heterosis-Effekte).
4. Aus Punkt 1-3 ergibt sich ein modifiziertes Erklärungsmodell für den wiederholt festgestellten hohen Prozentsatz von Neopolyploiden in eiszeitlich devastierten Gebirgsteilen. Eine Schlüsselposition nehmen dabei Gründereffekte („founder effects") ein, wie sie gerade im Zuge postglazialer Expansionsphasen immer wieder zu erwarten sind. Gelegentliche Fernverbreitung einer mutierten (polyploiden) Diaspore in noch konkurrenzfreies Gebiet (nach dem Eisrückzug) sollte dort zu einer rapiden Populationszunahme durch logistisches Wachstum führen. Ist der Zeitvorsprung bis zum Eintreffen der Hauptwanderungsfront des ebenfalls expandierenden Diploiden groß genug, so sind in der Computersimulation solche neopolyploide Gründerpopulationen bereits stabil gegen eine Invasion durch den ursprünglichen Diploiden. Die weitere Expansion in eisfrei werdendes Gebiet erfolgt von jetzt an durch den Polyploiden, welcher solcherart selbst das Ausbreitungshemmnis für den vom kolonisationsfähigen Gebiet abgeschnittenen und damit zum „Relikt" gewordenen Diploiden geworden ist. Hilfshypothesen wie „mangelnde Ausbrei-

[5] D. h. die relative Fitness zweier Konkurrenten A bzw. B ist ihrem jeweiligen Anteil an der Populationssumme (A + B) direkt proportional.

tungsfähigkeiten" auf Grund genetischer Verarmung werden bei einem derartigen Szenario hinfällig.

5. Zusätzlich und unabhängig vom hier vorgestellten Modell einer PFKFF können natürlich immer auch klimatische Gradienten zu stabilen Arealgrenzen führen. Die Bedeutung derartiger überregionaler Klimaunterschiede selbst in lokalklimatisch sehr heterogenen Gebieten wird durch eine abschließende, auf dem klassischen Selektions-Gradienten-Modell beruhende Simulation unterstrichen. Dabei zeigt sich, daß Konkurrenzvorteile einer Sippe A in eingestreuten Mikrohabitaten keine Garantie dafür sind, daß sich nicht letztendlich doch die an Normalstandorten bei dem jeweiligen Großklima überlegene Art B überall durchsetzt. Entscheidend für den Ausgang der Simulation ist (wie bei Punkt 2) das Verhältnis Genfluß/Fitnessunterschied, von dem letztlich die Mindestgröße eines gegen Invasion durch B stabilen Mikrohabitates von A abhängt.

Dank

Für seine zahlreichen Hinweise auf die neueste zoologische Literatur zu diesem Thema sowie seine wertvollen Diskussionsbeiträge bin ich Herrn Dr. G. Aubrecht (OÖ. Landesmuseum, Linz) zu größtem Dank verpflichtet. Univ. Prof. Dr. M. A. Fischer (Bot. Inst. der Universität Wien), Univ. Prof. Dr. E. Hübl (Bot. Inst. der Universität für Bodenkultur, Wien) sowie Univ. Doz. Dr. F. Speta (OÖ. Landesmuseum, Linz) besorgten die kritische Durchsicht des Manuskriptes, wofür Ihnen ebenfalls mein herzlichster Dank ausgesprochen sei.

Literatur

AUBRECHT G. (1979): Beitrag zum Phänomen der Hybridisierung von Rabenkrähe (*Corvus corone corone* L.) und Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.). Eine faunistische, morphologische und elektrophoretische Untersuchung in Niederösterreich. — Diss. Univ. Wien.

AUQUIER P. (1977): Biologie de la reproduction dans le genre *Festuca* L. (*Poaceae*). 1. Systèmes de pollinisation. — Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique **110**: 129-150.

BARTON N.H. (1979a): Gene flow past a cline. — Heredity **43**: 333-340.

BARTON N.H. (1979b): The dynamics of hybrid zones.- Heredity **43**: 341-359.

BARTON N.H. & G.M. HEWITT (1989): Adaption, speciation and hybrid zones. — Nature **341**: 497-503.

BAUERT M.R. (1994): Voruntersuchung der genetischen Variabilität eiszeitlicher Reliktpopulationen von *Saxifraga cernuta*. — Bot. Helv. **104**: 215-220.

BONNOR H.E. (1957): Breeding systems in some New Zealand grasses. — New Zeal. Journ. Sci. Technol. **38**: 742-751.

DAWE J.C. (1989): Sectional Survey of Giemsa C-Banded Karyotypes in *Festuca* L. (*Poaceae: Festuceae*): Systematic and Evolutionary Implications. — Diss. Formal- u. Naturwiss. Fak. Univ. Wien, 198 p.

EHRENDORFER F. (1949): Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. Polyploidie und geographisch-ökologische Einheiten in der Gruppe des *Galium pumilum* MURRAY (Sekt. *Leptogalium* LANGE sensu ROUY) im österreichischen Alpenraum. — Österr. Bot. Z. **96**: 109-138.

EHRENDORFER F. (1962): Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **75**: 137-152.

ENDLER J.A. (1977): Geographic Variation, Speciation and Clines. — Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

FAVARGER C. (1962): Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. — Rev. Cytol. et Biol. végét. **25**: 397-410.

FAVARGER C. (1975): Cytotaxonomie et histoire de la flore orophile des Alps et de quelques autres massifs montagneux d'Europe. — Lejeunia, Nlle Sér. **77**.

FISHER R.A. (1950): Gene frequencies in a cline determined by selection and diffusion. — Biometrics **6**: 353-361.

GREILHUBER J. (1978): DNA Contents, Giemsa Banding, and Systematics in *Scilla bifolia*, *S. drunensis*, and *S. vindobonensis* (*Liliaceae*). — Plant Syst. Evol. **130**: 223-233.

GREILHUBER J. & F. SPETA (1977): Giemsa Karyotypes and Their Evolutionary Significance in *Scilla bifolia*, *S. drunensis*, and *S. vindobonensis* (*Liliaceae*). — Plant Syst. Evol. **127**: 171-190.

HARRISON R.G. (1993): Hybrid Zones and the Evolutionary Process. — New York & Oxford: Oxford University Press.

HUSEN D. VAN. (1987): Die Ostalpen in den Eiszeiten. — Wien: Geologische Bundesanstalt.

KIEM J. (1987): Die Gattung *Festuca* in Südtirol und in Nachbargebieten. — Ber. Bayer. Bot. Ges. **58**: 53-71.

KÜPFER PH. (1974): Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. — Boissiera **23**.

LAMONT B.B. & P.G.L.KLINKHAMER (1993): Population size and viability. — Nature **362/18**: 211.

MALLET J. (1986): Hybrid zones of *Heliconius* butterflies in Panama and the stability and movement of warning colour clines. — Heredity **56**: 191-202.

MALLET J. (1989): Inference from clines stabilized by frequency-dependent selection. — Genetics **122**: 967-976.

MALLET J. (1993): Speciation, Radiation, and Color Pattern Evolution in Heliconius Butterflies: Evidence from Hybrid Zones.- p. 226-260 in: HARRISON R.G.: Hybrid Zones and the Evolutionary Process. — New York & Oxford: Oxford University Press.

MANTON I. (1937): The problem of *Biscutella laevigata* L. II. — Ann. Bot. (London) n. s. **1**: 439-462.

MAY R.M., ENDLER J.A. & R.E. MCMURTRIE (1975): Gene frequency clines in the presence of selection opposed by gene flow. — Am. Naturalist **109**: 659-676.

MERXMÜLLER H. (1952-54): Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. I-III. — Jb. Ver. Schutze d. Alpenpflanzen u. Tiere **17**: 96-133, **18**: 135-158, **19**: 97-139.

PILS G. (1980): Systematik, Verbreitung und Karyologie der *Festuca violacea*-Gruppe (*Poaceae*) im Ostalpenraum. — Pl. Syst. Evol. **136**: 73-124.

PILS G. (1982): Karyologie und Verbreitung von *Festuca pallens* HOST in Österreich. — Linzer biol. Beitr. **13/2**: 243-255.

PILS G. (1988): Gegenwart und Vergangenheit in den Arealgrenzen österreichischer Gefäßpflanzen. — Linzer biol. Beitr. **20/1**: 283-311.

PILS G. (1994): Die Wiesen Oberösterreichs. Eine Naturgeschichte des oberösterreichischen Grünlandes unter besonderer Berücksichtigung von Naturschutzaspekten. — Linz: Forschungsinstitut f. Umweltinformatik.

POLATSCHEK A. (1966a): Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer. I. — Österr. Bot. Z. **113**: 1-46.

POLATSCHEK A. (1966b): Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer. II. — Österr. Bot. Z. **113**: 101-147.

SCHWABE A. & A. KRATOCHWIL (1991): Gewässer-begleitende Neophyten und ihre Beurteilung aus Naturschutz-Sicht unter besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands. — NNA-Berichte **4/1**: 14-27.

SLATKIN M. (1973): Gene flow and selection in a cline. — Genetics **75**: 733-756.

SLATKIN M. (1975): Gene flow and selection in a two locus system. — Genetics **81**: 787-802.

SPETA F. (1982): Die Gattungen *Scilla* L. s. str. und *Prospero* SALISB. im Pannonischen Raum. — Veröff. Intern. Clusius-Forschungsgesellschaft Güssing **5**: 1-19.

SPETA F. (1987): Blausternchen, Wiesenglockenblume, Lerchensporn, Edelweiß: Botanik im OÖ. Landesmuseum. — Oberösterreich, Kulturzeitschrift **37/3**: 13-20.

STEBBINS G. (1947): Types of polyploids: their classification and significance. — Advances Genet. **1**: 403-429.

STEBBINS G. (1950): Variation and evolution in plants. — New York & London: Columbia University Press.

SZYMURA J.M. (1993): Analysis of Hybrid Zones with *Bombina*. — 261-289 in: HARRISON R.G.: Hybrid Zones and the Evolutionary Process. — New York & Oxford: Oxford University Press.

URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. (1977a): Reproduction in natural triploid hybrids (2n = 24) between *Cardamine rivularis* SCHUR and *C. amara* L. — Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **44**: 42-85

URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. (1977b): An autoallohexaploid in *Cardamine* L., new to the Swiss flora.- Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 44: 86-103.

URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. & E. LANDOLT (1978): Recherches démographiques et écologiques sur une population hybridogéne de *Cardamine* L. — Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 45: 30-53.

Adresse des Autors: Univ. Doz. Dr. Gerhard PILS,
Karl Renner Str. 4/47, A-4040 Linz, Austria.